第 38 卷第 6 期 2018 年 3 月 生 态 学 报 ACTA ECOLOGICA SINICA Vol.38,No.6 Mar.,2018

DOI: 10.5846/stxb201701110090
李蕊, 仪慧兰.二氧化硫增强拟南芥植株对干旱的适应性.生态学报,2018,38(6):2156-2162.
Li R, Yi H L.Sulfur dioxide improves drought adaptation in *Arabidopsis* plants.Acta Ecologica Sinica,2018,38(6):2156-2162.

二氧化硫增强拟南芥植株对干旱的适应性

李 蕊, 仪慧兰*
山西大学生命科学学院, 太原 030006

摘要:以模式植物拟南芥为材料,研究 SO_2对植物干旱适应性的影响。采用分光光度法检测植物干旱生理指标的变化,并用半定量 RT-PCR 技术分析了拟南芥热激基因和干旱响应基因的转录水平。研究发现:4 周龄拟南芥植株暴露于 30mg/m^{3}的 SO_2后,6—72h 间叶面气孔开度显著低于对照并逐渐减小,在暴露 48h 和 72h 时,热激转录因子 *HsfA*2 和热激基因 *Hsp*17.7、*Hsp*17.6*B*、*Hsp*17.6*C* 转录上调,干旱响应基因 *DREB2A*、*DREB2B* 和 *RD29A* 表达增强;在 SO_2熏气 72h 后进行干旱胁迫,干旱期间 SO_2预暴露植株的叶片相对含水量高于非熏气干旱处理组,植株萎蔫程度比后者明显减轻,且 SO_2预暴露植株的地上组织中可溶性糖和脯氨酸含量升高,超氧化物歧化酶活性提高,丙二醛含量降低。结果表明:SO_2能降低气孔开度、提高抗氧化能力、上调热激基因和干旱响应基因转录,并能促进干旱期间植物细胞内渗透调节物质的合成和积累,促使抗氧化酶活性提高,从而降低干旱胁迫对植株造成的氧化损伤,增强拟南芥对干旱的适应性。植物通过基因转录应答、酶活性改变、渗透调节物质积累等,在适应环境高浓度 SO_2的同时,提高了对干旱的适应性。

关键词:SO_2;拟南芥;基因转录;干旱适应性

Sulfur dioxide improves drought adaptation in *Arabidopsis* plants

LI Rui, YI Huilan*
School of Life Science, Shanxi University, Taiyuan 030006, *China*

Abstract: Plants have evolved some important mechanisms of adaptation to environmental stress. Plants might respond to multiple environmental factors simultaneously. The cross adaptation of plants provides mechanisms for plant survival under multiple stress conditions. Plant cross adaptation has been observed to occur under low/high temperature and drought stress as well as under saline and drought stress. Sulfur dioxide (SO_2) is a common air pollutant with harmful effects on plants. However, it is not clear how plants respond to simultaneous changes in air SO_2 concentration and availability of soil water. In this study, effects of SO_2exposure on the adaptation of plants to drought stress were investigated using *Arabidopsis*. The results showed that exposure to 30mg/m^3 SO_2 for 6 to 72 h significantly decreased stomatal aperture in *Arabidopsis* leaves. The transcriptional levels of heat shock transcription factor HsfA2 and its target genes encoding heat shock proteins Hsp17.7, Hsp17.6B and Hsp17.6C were increased after 48h and 72h of exposure to SO_2. The expression of three tested drought-responsive genes *DREB2A*, *DREB2B* and *RD29A* in *Arabidopsis* were also up-regulated in SO_2-fumigated *Arabidopsis* shoots after 48h and 72h of exposure. Moreover, pretreatment with SO_2 caused higher relative water content and low degrees of wilting in *Arabidopsis* plants under drought stress, indicating improved drought adaptation in SO_2-fumigated plants. The contents of soluble sugar and proline were increased in SO_2-fumigated *Arabidopsis* plants, and these increases were accompanied by increases in antioxidant enzyme activity and low malondialdehyde content. The results indicate that SO_2 exposure improves plant adaptation to drought stress through regulating stomatal closure, gene transcription and

基金项目:国家自然科学基金项目(30870454, 30470318, 31371868);高等学校博士学科点专项科研基金项目(20070108007, 20121401110007)
收稿日期:2017-01-11; **网络出版日期**:2017-12-19

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: yihl@ sxu.edu.cn

metabolic pathways. The improved antioxidant capacity and increased synthesis and accumulation of osmolytes in SO_2-fumigated *Arabidopsis* plants help to prevent negative effects of drought stress and to enhance plant adaptation to drought stress.

Key Words: sulfur dioxide; *Arabidopsis*; gene transcription; drought adaptation

硫是维持植物生命活动的必需元素,与植物的生长发育、逆境生理密切相关。植物可以吸收空气中的 SO_2作为硫营养来源,尤其在土壤含硫不足时。但大气中 SO_2浓度过高时,会影响植株生理。环境高浓度 SO_2会使叶面气孔关闭,继而影响光合作用和呼吸过程,导致植株生长发育抑制[1-2]。SO_2暴露引发植物体氧化胁迫[1],高水平活性氧(ROS,Reactive Oxygen Species)可破坏生物大分子的结构和功能,使细胞生理功能紊乱,甚至死亡[1,3-4];但作为信号分子,ROS 还能介导气孔运动、基因转录[5-7]等,调节植物对环境的适应。

基因转录调节是植物适应环境的基础。芯片检测发现,SO_2暴露引发的拟南芥差异表达基因主要涉及细胞代谢、结合、转录调控、信号转导、物质运输等[8-9],其中一些基因在干旱胁迫时亦发生转录应答,但植物对环境化学物 SO_2的响应,能否影响其干旱生理未见报道。植物对干旱的响应包括依赖脱落酸(ABA,Abscisic Acid)和不依赖 ABA 的两条途径,*CBF*4 和 *DREB*2 分别是这两条途径中的关键转录因子,二者均受干旱诱导上调表达,并共同调控下游基因 *RD29A* 的表达[10-11]。拟南芥 *DREB*2 包括 *DREB2A* 和 *DREB2B*,均可被干旱诱导,进而激活 *RD29A* 表达,增强植物的抗旱性[10,12],*DREB2A*、*DREB2B* 和 *RD29A* 转录应答是植物干旱响应的标志。热激蛋白(Hsp)是植物体内普遍存在的一类受干旱和其他刺激后大量表达的蛋白,在干旱生理中具有重要的调控作用,参与细胞内蛋白折叠、分布及降解过程,维持细胞蛋白质稳态,保护细胞免受胁迫损伤[13-15]。气孔关闭会使叶片局部升温,但植物暴露于 SO_2时发生的气孔开度缩小是否能激活 Hsp 尚不清楚,植物对 SO_2的响应是否与干旱响应基因有关未见报道。

植物遭遇某种非致死性不良环境后,会增强抵御这种特定环境的能力,还能产生防御其他不良环境的能力,称为植物的交叉适应[16]。研究表明,植物对热激-干旱、低温-干旱、干旱-盐渍存在交叉适应[17-20]。大气污染物 SO_2和干旱是植物遭遇的两种常见的非生物胁迫,植物对 SO_2和干旱是否存在交叉适应未见报道。因此,本文以模式植物拟南芥为材料,研究 SO_2暴露对植物干旱生理的影响,分析植株干旱生理指标与干旱响应基因表达水平的变化,探讨 SO_2暴露在植物应对干旱胁迫过程中可能发挥的作用。

1　材料与方法

1.1　材料准备及 SO_2熏气处理

取拟南芥(*Arabidpsis thaliana* L.)Columbia 野生型种子,4℃春化 2d 后播种于营养土中。置于培养间培养,光照度≥3000lx,光/暗周期为 16h/8h,培养温度 22℃,相对湿度约 60%。

取 4 周龄拟南芥植株,设 SO_2熏气组和对照组,分别置于体积 0.45m^3的密闭箱内,适应 1d 后采用静态熏气方式进行 SO_2暴露。根据课题组前期研究结果,浓度 30mg/m^3的 SO_2暴露 72h 可对拟南芥植株产生一定的生长抑制效应并诱发抗氧化防御应答[1,9],本文选用 30mg/m^3的 SO_2。根据 $K_2S_2O_5+2HCl \rightarrow 2KCl+H_2O+2SO_2$的原理,定量产生 SO_2气体,同时采用甲醛吸收副玫瑰苯胺分光光度法测定 SO_2浓度,使箱内浓度保持在 30mg/m^3。每天熏气 16h,熏气期间保持光照度。

1.2　气孔开度测量

取 SO_2熏气 6、48、72h 及同期对照组拟南芥植株的第三层平展叶片,蒸馏水洗净,用透明胶带粘取非叶脉部分的下表皮,并用毛刷刷去附于其上的叶肉细胞,固定于载玻片上,光学显微镜下观察,OLYMPUS DP72 数码成像系统采集图像,用软件 DP2-BSW 测量气孔开度。每个实验组取 5 棵不同植株上的叶片,每片表皮上随机选取 20 个视野(40×),每个视野测量 10 个气孔的开度。

1.3 生理指标检测

选 SO_2熏气 3d 的拟南芥与同期非熏气对照组植株进行干旱处理。将非熏气对照组植株分为干旱组(干旱)和对照组,干旱组与 SO_2熏气后干旱组(SO_2+干旱)不再浇水,对照组适时浇水。在干旱胁迫 6d 时取植株地上部分,参照 Ajithkumar 等[21]的方法测定可溶性糖含量,参照 Hao 等[22]的方法测定脯氨酸和丙二醛(MDA)含量,参照李合生[23]的方法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性,参照 Shi 等[24]方法测定叶片相对含水量。

1.4 RT-PCR 分析

取 SO_2熏气 48h 和 72h 及同期对照组拟南芥植株地上部分,采用 Trizol 法提取 RNA。以总 RNA 为模板,用 EasyScript First-Strand cDNA Synthesis SuperMix (北京全式金生物技术有限公司)反转录合成 cDNA,采用特异性引物(表 1)扩增目标基因序列。PCR 产物用 1%琼脂糖凝胶电泳检测,并用 Bio-Rad 凝胶成像系统所带软件 Image Lab 分析扩增带谱的灰度值,计算基因扩增带谱灰度值和内参基因 *Actin*2 灰度值的比值,作为基因的相对表达量。

表 1 RT-PCR 引物序列

Table 1 Primer sequences for RT-PCR

引物 Primer	引物核苷酸序列(5′-3′) Sequences of the primer(5′-3′)	引物 Primer	引物核苷酸序列(5′-3′) Sequences of the primer(5′-3′)
*HsfA*2 F	GATGATGACGTTCCTT	*Hsp*17.6*C* R	GGCTTTGATTTCCTCCATCTTAGC
*HsfA*2 R	TCTTGGCTGTCCCAATCCAAA	*DREB*2*A* F	TATGAAAGGTAAAGGAGGAC
*Hsp*17.7 F	ATGGATTTGGAGTTTGGAA	*DREB*2*A* R	ACAATCCCTTGCTCCTT
*Hsp*17.7 R	TAGTTGCTTATCGATTACAT	*DREB*2*B* F	GTATGAAGGGTAAAGGAGGAC
*Hsp*17.6*B* F	CCTGGATTGAAGAAGGAGGAAG	*DREB*2*B* R	CCAATACTGCTGCTCAAA
*Hsp*17.6*B* R	TAGGCACCGTAACAGTCAACAC	*RD*29*A* F	TGACGACGAAGTTACCTAT
*Hsp*17.6*C* F	AAGAATGACAAGTGGCACCGTG	*RD*29*A* R	ACAGTGGAGCCA AGTGA

1.5 数据统计分析

取 3 次生物学重复的平均值和标准误,*F* 检验后,采用 Duncan 方法进行多重比较,分析不同处理组与对照组之间的差异显著性。图中用相同字母表示差异不显著,不同字母表示差异显著(P<0.05)。

2 结果

2.1 SO_2对拟南芥气孔开度及热激基因转录的影响

正常生理状态下植株叶面气孔维持一定开度及运动节律,以有效进行胞内外气体和水分的交换,满足植株的生长发育需要。30mg/m^{3}的 SO_2暴露 6h 后拟南芥叶面气孔开度显著小于对照组,降幅为 17.00%,随着 SO_2暴露时间的延长,气孔开度逐渐缩小,暴露 72h 时气孔开度降幅为 24.40%,说明 SO_2暴露能引发拟南芥气孔关闭(图 1)。

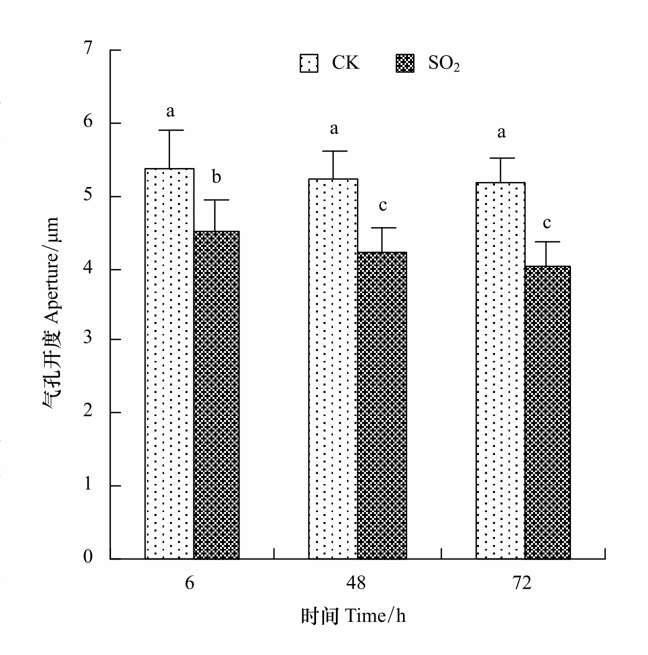


图 1 SO_2对拟南芥气孔开度的影响

Fig.1 Effect of SO_2 on stomatal aperture in *Arabidopsis* leaves

图中不同字母表示组间差异显著

SO_2胁迫诱发叶面气孔关闭,可以减少植株对 SO_2气体的进一步摄入。但叶面气孔开度减小,气体交换速率降低,会导致叶片内部热应激。RT-PCR 检测发现,

拟南芥 SO_2暴露 48h 后地上组织中热激转录因子 *HsfA2* 及其靶基因 *Hsp17.7*、*Hsp17.6B* 转录上调，SO_2暴露 72h 后 *HsfA2* 及其靶基因 *Hsp17.7*、*Hsp17.6B*、*Hsp17.6C* 的转录上调幅度大于 48h 暴露组，均与对照组产生明显差异(图 2)。结果说明，SO_2能诱导拟南芥热激基因转录上调，发挥对逆境生理的调节作用。

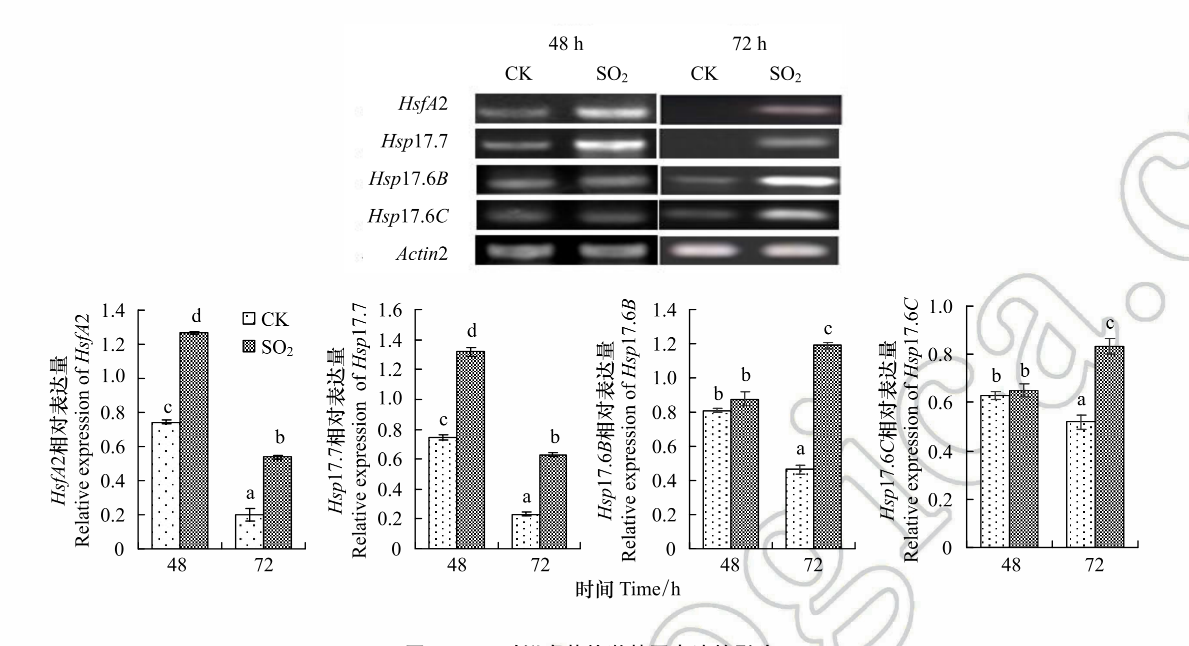


图 2　SO_2对拟南芥热激基因表达的影响

Fig.2　Effect of SO_2 on expression of heat shock genes in *Arabidopsis* shoots

图中不同字母表示组间差异显著

2.2　SO_2对拟南芥干旱生理的影响

从植株外形上看，干旱初期 SO_2+干旱组与干旱组无明显差异，随着干旱时间的延长两个干旱组间的差异逐渐增大。干旱 6d 后，干旱组拟南芥植株叶片萎蔫发黄，基部叶片出现枯死，而 SO_2+干旱组叶片萎蔫程度较轻，发黄叶片数和发黄度低于干旱组(图 3)，对照组、干旱组和 SO_2+干旱组的叶片相对含水量分别为 94%、68%和 78%，表明 SO_2预暴露能增强拟南芥植株对干旱的适应能力。

干旱 6d 后，SO_2+干旱组与干旱组相比，可溶性糖和脯氨酸含量显著升高 25.75%和 112.33%，MDA 含量显著降低 23.62%，SOD 活性显著升高 26.32%(图 4)，表明 SO_2能够促进渗透调节物质的积累，提高抗氧化酶活性，降低干旱诱发的氧化损伤，进而增强拟南芥植株对干旱的适应性。

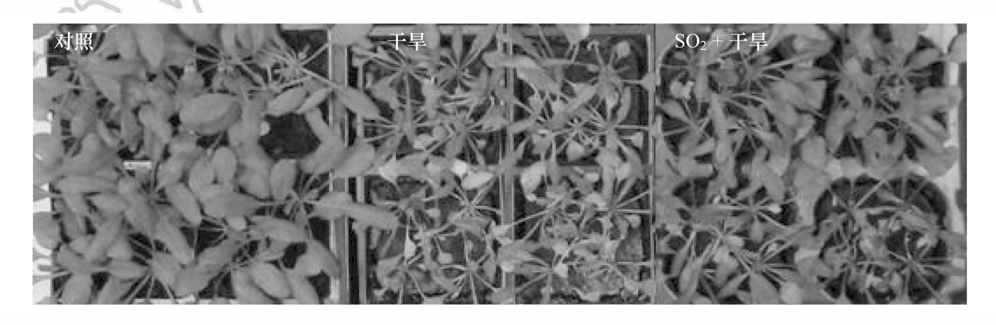


图 3　SO_2对拟南芥干旱胁迫植株外形的影响

Fig.3　Effect of SO_2 on morphology of *Arabidopsis* plants under drought stress

2.3　SO_2对拟南芥干旱响应基因转录的影响

为分析 SO_2暴露与植物干旱胁迫应答的关系，检测了 SO_2对拟南芥干旱响应基因转录的影响，发现干旱响应转录因子 *DREB2A*、*DREB2B* 及其下游基因 *RD29A* 在 SO_2暴露组均表达增强(图 5)，表明 SO_2能提高拟南芥

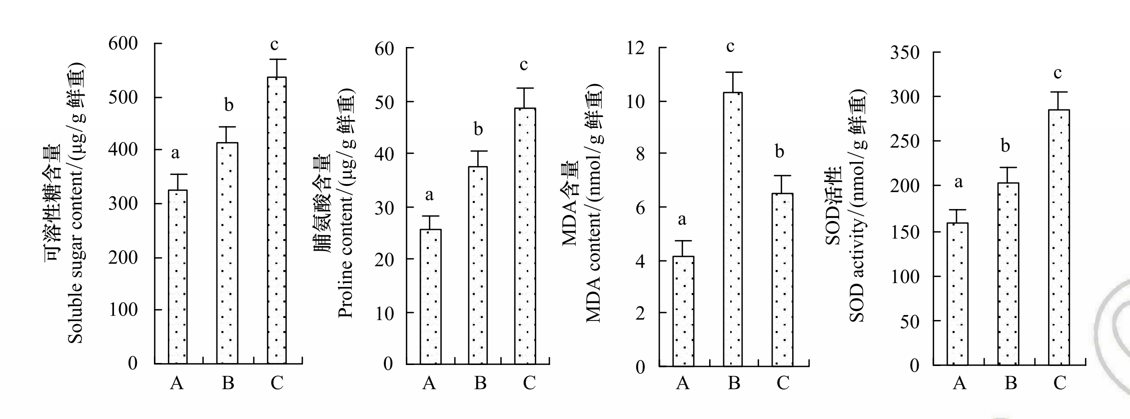


图 4 SO_2对干旱胁迫中拟南芥地上组织生理指标的影响

Fig.4 Effect of SO_2 on physiological indexes of *Arabidopsis* shoots under drought stress

图中不同的小写字母代表组间差异显著($P<0.05$);SO_2+非干旱组与非干旱对照组无显著差异;A:对照 Control;B:干旱 Drought;C:SO_2+干旱 SO_2+ drought;SOD:超氧化物歧化酶 superoxide dismutase;MDA:丙二醛 malondialdehyde

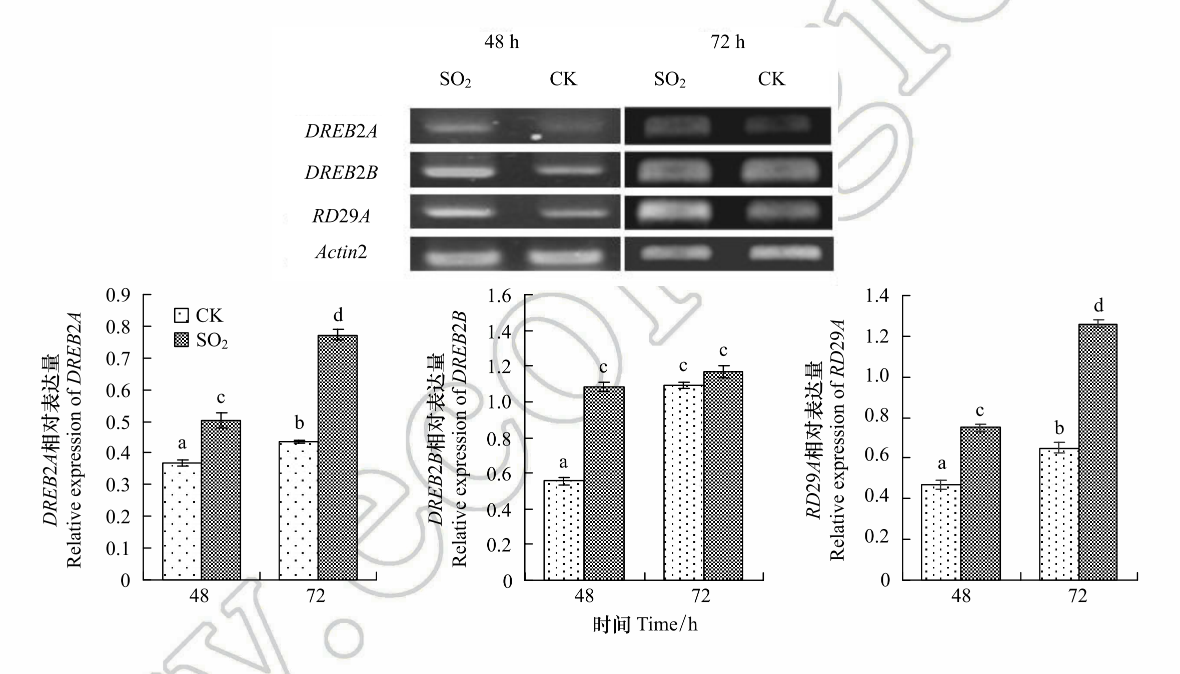


图 5 SO_2对拟南芥干旱响应基因表达的影响

Fig.5 Effect of SO_2 on expression of drought-responsive genes in *Arabidopsis* shoots

图中不同字母表示组间差异显著

干旱响应基因的表达量,从而调节和增强植株对干旱的适应能力。

3 讨论

气孔调控着植物与外界环境之间的气体与水分交换,在植物的生命活动中发挥着重要作用。大气 SO_2浓度较高时植物叶面气孔开度减小,以减少对 SO_2的吸收,但却影响了叶片的气体交换速率和蒸腾作用,引起叶片组织细胞温度升高。热刺激能诱导植物 Hsp 表达增强,其中小分子热激蛋白(sHsps)对逆境适应具有重要作用。sHsps 可修复受损蛋白,参与胞内蛋白折叠、分布及降解过程,维护蛋白质稳态;sHsps 参与对氧化胁迫的响应,能调节基因转录,提高植物逆境适应性[13-15,25-26]。拟南芥热激转录因子 *HsfA2* 及其靶基因 *Hsp17.7*、*Hsp17.6B*、*Hsp17.6C* 在 SO_2熏气组转录上调,可促使其编码蛋白的水平升高,继而对干旱等相关的逆境生理过程发挥积极的调节作用。SO_2暴露时间延长时这些热激基因上调幅度增大,可能与 SO_2暴露期间持续的气孔

关闭导致热胁迫增强有关。

干旱条件下植物会主动积累脯氨酸、可溶性糖等渗透调节物质,通过调节细胞渗透势、提高细胞保水能力、维持细胞膨压等使植株得以在干旱条件下生存[24]。研究发现,SO_2+干旱组拟南芥的萎蔫程度低于单纯干旱组,植株相对含水量、脯氨酸和可溶性糖含量均显著高于单纯干旱组,说明 SO_2能促进植物细胞合成和积累更多的渗透调节物质,从而提高干旱条件下细胞的渗透调节能力,减少干旱期间植株的水分散失,提高逆境适应性。渗透调节物质脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白等参与介导植物对低温-干旱、干旱-盐和热激-干旱的交叉适应[17-20],本研究表明渗透调节物质在植物对 SO_2-干旱交叉适应中同样具有重要作用。

根据前期研究结果[1],本研究选用一定的 SO_2暴露方式促使拟南芥植株产生抗氧化防御应答,导致了后期的干旱适应性提高,及干旱期间抗氧化酶 SOD 活性升高和膜脂氧化产物 MDA 水平下降,说明 SO_2激活细胞抗氧化能力在介导植株干旱适应过程中发挥了重要作用。SO_2激活拟南芥抗氧化酶,可有效降低干旱引发的氧化胁迫,减轻细胞氧化损伤效应,使 MDA 含量降低。该结果与郭丽红等报道的抗氧化酶参与介导玉米幼苗交叉适应性的结果[27]相似,说明抗氧化酶活性提高是植物交叉适应性产生的重要基础。

为进一步证实 SO_2可诱发植物对干旱的适应,本文检测了拟南芥干旱响应基因 *DREB2A*、*DREB2B* 和 *RD29A* 的转录水平,证实 SO_2能使拟南芥 *DREB* 及其靶基因 *RD29A* 上调表达。因此,拟南芥干旱响应基因转录的改变为 SO_2诱发植株干旱适应性提高提供了直接的证据。有报道称 *DREB2A* 参与调节植株失水和热胁迫应答[28],本研究中 SO_2诱导的气孔关闭及由此引发的热胁迫可能是 *DREB* 转录应答的重要诱因。

高浓度 SO_2使植物气孔关闭、抗氧化酶活性提高、抗氧化防护基因转录应答[1,8-9,29],不仅产生了对 SO_2的适应,还介导了植株对干旱的适应性提高,出现了交叉适应。SO_2胁迫使植物体内 ROS 水平升高[1,3],而 ROS 升高可介导拟南芥 *HsfA2* 和 *Hsps* 转录上调[30],诱发 *DREB2* 转录应答[10],因此 ROS 应该是 SO_2和干旱胁迫共同的信号分子。作为信号分子,ROS 参与调节植物生长发育和逆境适应,并参与植物的交叉适应[16-17],但有关调节机制有待进一步深入研究。

本文结果与之前发现的 SO_2衍生物预处理提高干旱条件下小麦种子萌发率、增强谷子幼苗干旱适应性[31-32]的结果相似,其中均涉及 SO_2诱导的植株抗氧化酶活性增强,渗透调节物质脯氨酸和可溶性糖等含量提高,表明这些过程参与介导植物的干旱适应性。本文发现 SO_2能诱发植物干旱响应转录因子 *DREB2* 及其靶基因 *RD29A*、热激转录因子 *HsfA2* 及其靶基因 *sHsps* 的转录应答,为 SO_2介导干旱适应性产生提供了新的证据。但交叉适应性产生可能涉及植物细胞内包括信号识别、基因转录调控、代谢改变等众多环节,详细机制有待进一步的研究。植物生存期间会面临多种环境刺激,适应复杂多变的环境条件是植物生存的必须,而交叉适应性的出现是植物适应环境的一条有效途径。本结果揭示了植物对大气污染物和干旱的交叉适应性,为同类研究提供了新的实验依据。

4　结论

植物暴露于大气中较高浓度的 SO_2时,通过气孔关闭减少对 SO_2的进一步摄入,而基因转录应答从根本上调节着植物对环境的适应。30mg/m^{3}的 SO_2能诱导植物气孔关闭,使热激基因转录,干旱响应基因激活,抗氧化能力提高,这些改变为植物应对干旱环境提供了基础条件。SO_2预暴露能促进植株干旱生理期间积累更多的渗透调节物质脯氨酸和可溶性糖,使叶片相对含水量显著高于单纯干旱组,植物的干旱适应性得以增强。拟南芥植株在 SO_2预暴露后对干旱的适应性提高,说明植物对 SO_2和干旱产生了交叉适应。

参考文献(References):

[1] Li L H, Yi H L. Effect of sulfur dioxide on ROS production, gene expression and antioxidant enzyme activity in *Arabidopsis* plants. Plant Physiology and Biochemistry, 2012, 58: 46-53.

[2] Choi D, Toda H, Kim Y. Effect of sulfur dioxide (SO_2) on growth and physiological activity in *Alnus sieboldiana* at Miyakejima Island in Japan. Ecological Research, 2014, 29(1): 103-110.

[3] Yi H L, Liu X, Yi M, Chen G. Dual role of hydrogen peroxide in *Arabidopsis* guard cells in response to sulfur dioxide. Advances in Toxicology, 2014, 2014(2014): 407368.
[4] 仪慧兰, 姜林. SO_2水合物诱发蚕豆(*Vicia faba*)根尖细胞染色体畸变效应. 生态学报, 2007, 27(6): 2318-2324.
[5] González A, de los Ángeles Cabrera M, Henríquez M J, Contreras R A, Morales B, Moenne A. Cross talk among calcium, hydrogen peroxide, and nitric oxide and activation of gene expression involving calmodulins and calcium-dependent protein kinases in *Ulva compressa* exposed to copper excess. Plant Physiology, 2012, 158(3): 1451-1462.
[6] Pei Z M, Murata Y, Benning G, Thomine S, Klüsener B, Allen G J, Grill E, Schroeder J I. Calcium channels activated by hydrogen peroxide mediate abscisic acid signalling in guard cells. Nature, 2000, 406(6797): 731-734.
[7] de Pinto M C, Paradiso A, Leonetti P, de Gara L. Hydrogen peroxide, nitric oxide and cytosolic ascorbate peroxidase at the crossroad between defence and cell death. The Plant Journal, 2006, 48(5): 784-795.
[8] 仪慧兰, 吴婷, 刘晓东, 李秀娟, 王磊. 利用寡核苷酸芯片进行拟南芥SO_2胁迫基因表达谱分析. 山西大学学报: 自然科学版, 2008, 31(4): 617-621.
[9] Li L H, Yi H L. Differential expression of *Arabidopsis* defense-related genes in response to sulfur dioxide. Chemosphere, 2012, 87(7): 718-724.
[10] Agarwal P K, Agarwal P, Reddy M K, Sopory S K. Role of DREB transcription factors in abiotic and biotic stress tolerance in plants. Plant Cell Reports, 2006, 25(12): 1263-1274.
[11] Bihani P, Char B, Bhargava S. Transgenic expression of sorghum *DREB2* in rice improves tolerance and yield under water limitation. The Journal of Agricultural Science, 2011, 149(1): 95-101.
[12] Nakashima K, Shinwari Z K, Sakuma Y, Seki M, Miura S, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Organization and expression of two Arabidopsis DREB2 genes encoding DRE-binding proteins involved in dehydration-and high-salinity-responsive gene expression. Plant Molecular Biology, 2000, 42(4): 657-665.
[13] Hartl F U, Hayer-Hartl M. Molecular chaperones in the cytosol: from nascent chain to folded protein. Science, 2002, 295(5561): 1852-1858.
[14] Morimoto R I. Dynamic remodeling of transcription complexes by molecular chaperones. Cell, 2002, 110(3): 281-284.
[15] Lee B H, Won S H, Lee H S, Miyao M, Chung W I, Kim I J, Jo J. Expression of the chloroplast-localized small heat shock protein by oxidative stress in rice. Gene, 2000, 245(2): 283-290.
[16] Hossain M A, Burritt D J, Fujita M. Cross-stress tolerance in plants: molecular mechanisms and possible involvement of reactive oxygen species and methylglyoxal detoxification systems // Tuteja N, Gill S S, eds. Abiotic Stress Response in Plants. Weinheim, Germany: Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, 2016, doi: 10.1002/9783527694570.ch16.
[17] 尚庆茂, 李晓芬, 张志刚. 植物对逆境交叉适应的分子机制. 西北植物学报, 2007, 27(9): 1921-1928.
[18] 董绪兵, 毕焕改, 刘业霞, 于军辉, 艾希珍. 黄瓜幼苗干旱-低温交叉适应与渗透调节的关系. 中国农业科学, 2011, 44(2): 335-340.
[19] 于晶, 李怀伟, 王建超, 王兴, 刘丽杰, 苍晶, 张达, 王军虹. 低温-干旱(涝)交叉适应对小麦抗寒性的影响. 麦类作物学报, 2012, 32(6): 1177-1182.
[20] 雷雪峰, 曹会志, 董烨文, 石淳博. 偃麦草属三种植物幼苗干旱、盐渍交叉适应生理基础比较. 中国草地学报, 2013, 35(6): 14-18.
[21] Ajithkumar I P, Panneerselvam R. ROS scavenging system, osmotic maintenance, pigment and growth status of *Panicum sumatrense* Roth. under drought stress. Cell Biochemistry and Biophysics, 2014, 68(3): 587-595.
[22] Hao L, Wang Y Q, Zhang J, Xie Y, Zhang M C, Duan L S, Li Z H. Coronatine enhances drought tolerance via improving antioxidative capacity to maintaining higher photosynthetic performance in soybean. Plant Science, 2013, 210: 1-9.
[23] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 2000.
[24] Shi H T, Wang Y P, Cheng Z M, Ye T T, Chan Z L. Analysis of natural variation in bermudagrass (*Cynodon dactylon*) reveals physiological responses underlying drought tolerance. PLoS One, 2012, 7(12): e53422.
[25] Calamini B, Morimoto I R. Protein homeostasis as a therapeutic target for diseases of protein conformation. Current Topics in Medicinal Chemisty, 2012, 12(22): 2623-2640.
[26] Swindell W R, Huebner M, Weber A P. Transcriptional profiling of Arabidopsis heat shock proteins and transcription factors reveals extensive overlap between heat and non-heat stress response pathways. BMC Genomics, 2007, 8: 125, doi: 10.1186/1471-2164-8-125.
[27] 郭丽红, 吴晓岚, 龚明. 谷胱甘肽还原酶和超氧化物歧化酶在玉米幼苗热激诱导的交叉适应中的作用. 植物生理学通讯, 2005, 41(4): 429-432.
[28] Sakuma Y, Maruyama K, Qin F, Osakabe Y, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Dual function of an *Arabidopsis* transcription factor DREB2A in water-stress-responsive and heat-stress-responsive gene expression. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2006, 103(49): 18822-18827.
[29] 李蕊, 仪慧兰, 仪民. 一氧化氮合酶途径参与SO_2胁迫下蚕豆气孔运动的调节. 环境科学学报, 2015, 35(10): 3406-3410.
[30] Nishizawa A, Yabuta Y, Yoshida E, Maruta T, Yoshimura K, Shigeoka S. Arabidopsis heat shock transcription factor A2 as a key regulator in response to several types of environmental stress. The Plant Journal, 2006, 48(4): 535-547.
[31] 刘佳. 二氧化硫在谷子和拟南芥干旱胁迫过程中的生理作用[D]. 太原: 山西大学, 2015.
[32] 郭希凯. 二氧化硫调节铝和干旱胁迫下小麦种子萌发的信号机理研究[D]. 合肥: 合肥工业大学, 2012.